

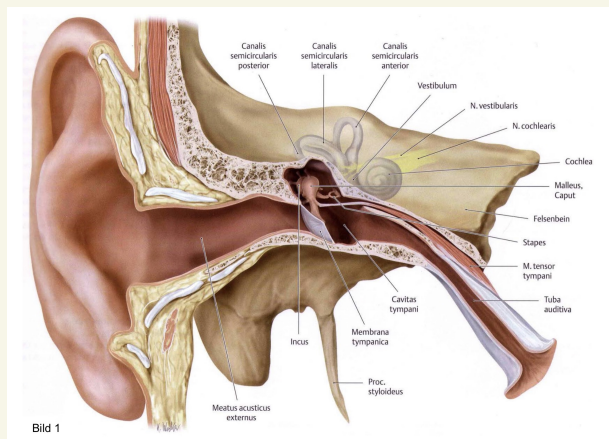


Bild 1

Trumhinnan skiljer ytterörat från mellanörat och ovala samt runda fönstret skiljer mellanörat från innerörat. Örats fysiologi sammanfattat:

1. Ytterörat samlar upp ljudvågor som samlas i trumhinnan
2. Trumhinnans vibrationer överförs via hörselbenen till cochlean
3. Detta leder till att ljudvågen överförs i vätska i cochlean vilket påverkar örats sinnesceller.

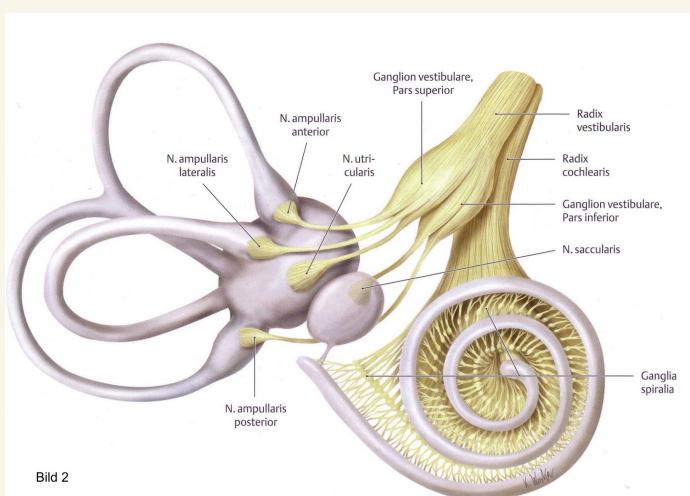


Bild 2

Hela cochlean är innerverad av cochlearisnerven, och cellkropparna finns i sensoriska ganglier som ligger i temporalbenet direkt utanför.

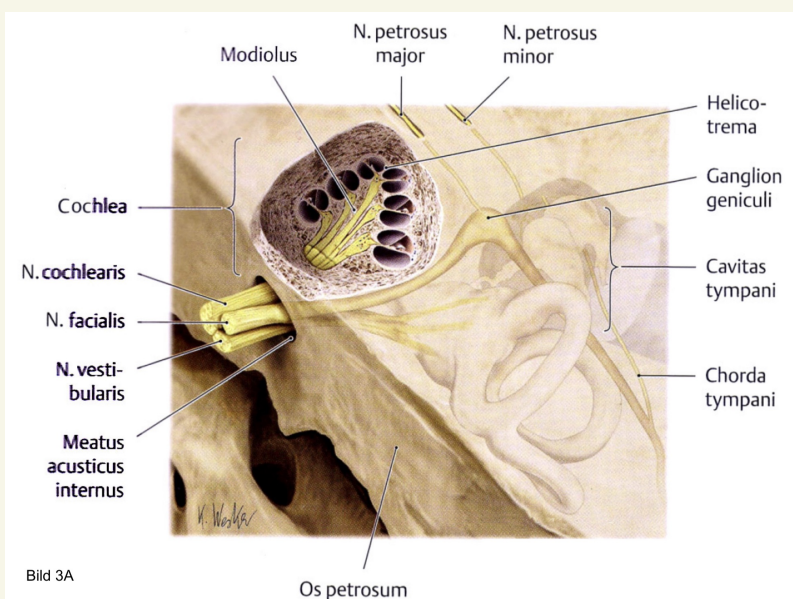


Bild 3A

De tre kommande bilderna visar cochlean i tvärsnitt. Består av 3 rum: Scala- vestibuli, media, tympani. Mellan SV och SM vinnns Reissners membran och mellan SM och ST finns basilarmembranet. SM är fyllt med endolymfa medans SV och ST är fyllda med perilymfa (olika jonkoncentrationer).

På Basilar membranet finns det cortiska organet där man kan hitta sinnescellerna.

Vidare kan man se den del av temporalbenet som ligger i cochleans mitt och som benämns modiolus. Innanför modiolus löper Cochlearisnerven, och innan finns spiralganglierna.

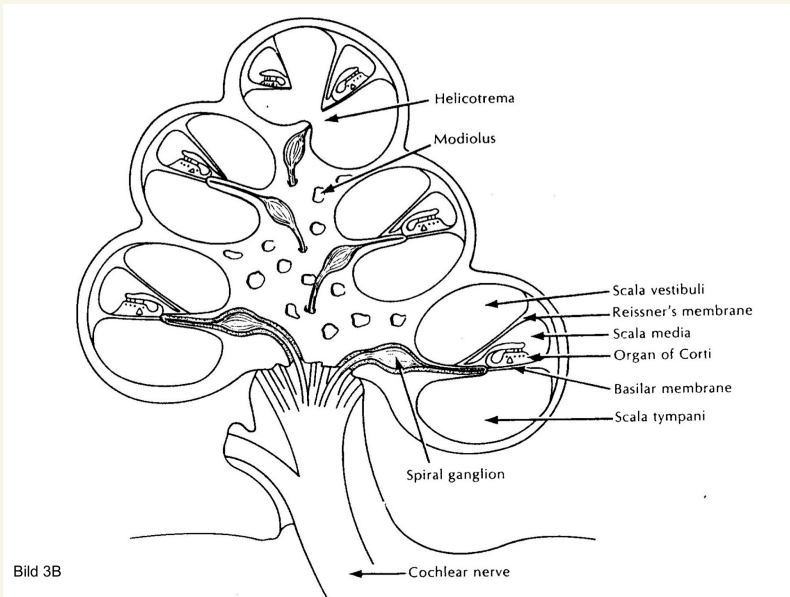


Bild 3B

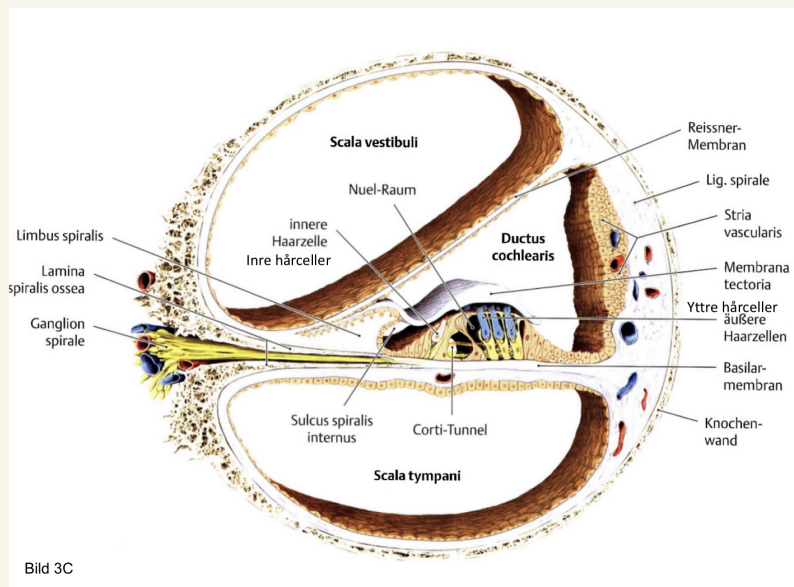


Bild 3C

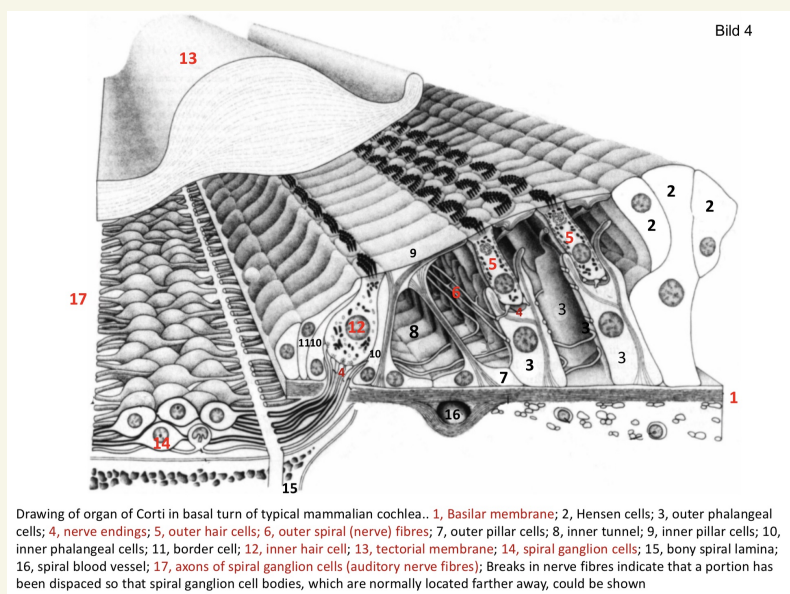


Bild 4

Det finns 2 typer av sinnesceller, yttre hårceller (3 rader) samt inre hårceller (1 rad). Finns ca 15000 hårceller varav 12000 yttre och 3500 inre. Däremot finns det ca 30000 afferenta nervfibrer som innerverar dessa, men 95% av dem innerverar de inre hårcellerna. De inre hårcellerna divergerar alltså till flera axon, medan de yttre istället har konvergenta förbindelser, flera hårceller kontakter med samma axon. De inre hårcellernas axon är myeliniserade till skillnad från de yttres. Båda typerna har helt olika funktioner.

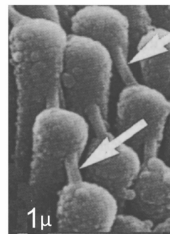
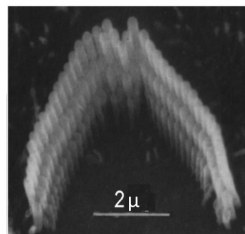
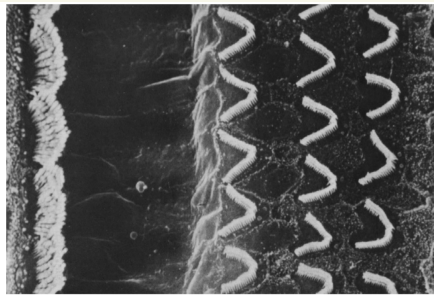


Bild 5

En bild på det cortiska organet utan tectorial membranet.

Längst ner till höger kan man se att toppen på varje cilium är förbundet med närmaste längsta cilium genom ett filament (tip-Link).

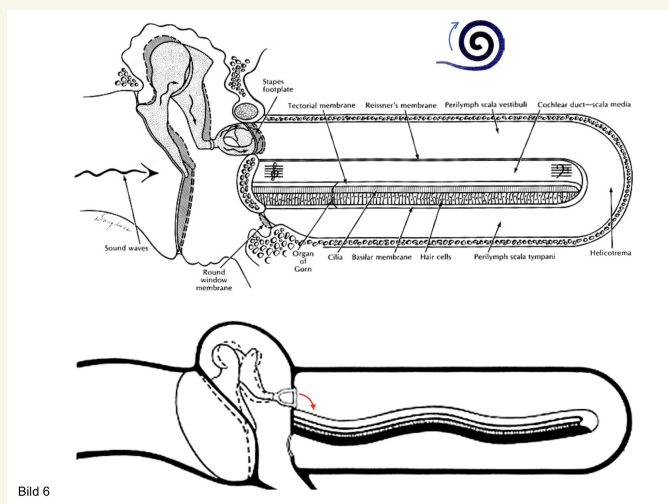


Bild 6

En schematisk bild som representerar en uppvirad cochlea. Här kan man se att SV och ST möts (helicotrema).

Den nedre bilden förklarar schematiskt hur tryck från stapes överförs till perilymfan i SV genom det ovala fönstret, som fortplantar sig i form av en tryckvåg som får SM och basilarmembranet att vibrera.

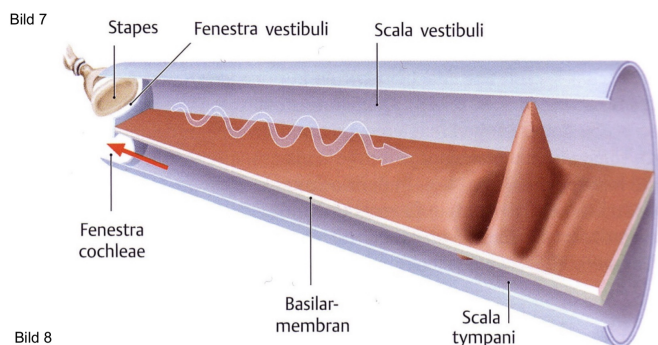
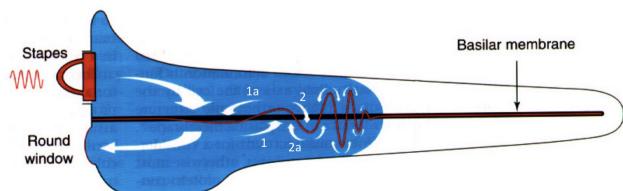


Bild 8



Den vågrörelse som uppstår i basilarmembranet och som fortleds uppåt i cochlean kallas travelling wave.

Man anser att tryckvågen från stapesplattan utövar en tryckeffekt på basilarmembranet så att den "snärtar till", en rörelse som sedan fortplantar sig utmed basilarmembranet.

En böjning av basilarmembranet ger en ny tryckvåg runt omkring, som ger kraft på omgivande delar av basilarmembranet så att det böjs åt motsatt håll. Det uppstår förstås också lokala tryckvågor på bakomliggande membradelar (t.ex pil 1a och 2a).

Bild 9

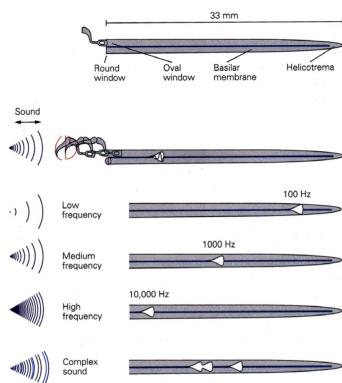
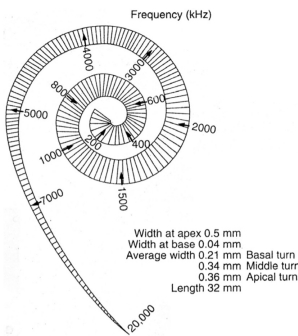


Bild 10



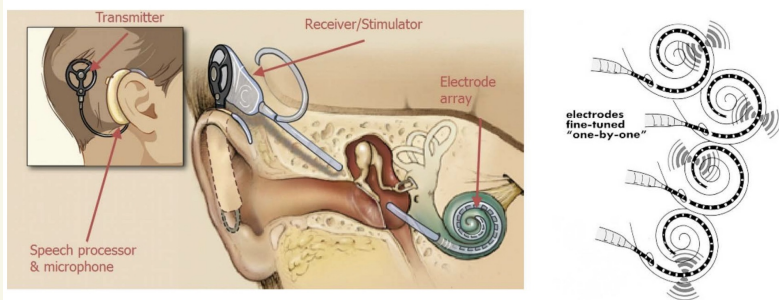
Ju lägre frekvensen är desto längre upp mot apex utbreder sig en travelling-wave innan den släcks ut och den maximala vibrationsamplituden nåddes precis före utsläckning.

Man kan se detta i bilden till vänster, där låga frekvenser har sitt amplitudmaximum närmare apex. Vad gäller komplexa ljud så kan basilmembranet dela upp ljudvågen så att flera platser vibrerar samtidigt.

Orsaken till denna uppdelning är att de olika delarna av basilmembranet har olika resonansfrekvenser, och denna sjunker kontinuerligt upp till apex.

Detta har en rent mekanisk förklaring i att BM är styvare och smalare längre ner och tvärtom längre upp. I och med att alla hårceller är innerverade så kommer vibrationen av BM på en plats ge upphov till stimulering av hårceller som då kommer att avfyra AP, det är kombinationen av dessa AP som tolkas av CNS till olika ljud, och ljudstyrkan bestäms av avfyrningsfrekvensen.

Bild 11



Man kan kirurgiskt implantera en elektrod som stimulerar axonen istället för ej fungerande hårceller, cochleaimplantat.

Bild 12

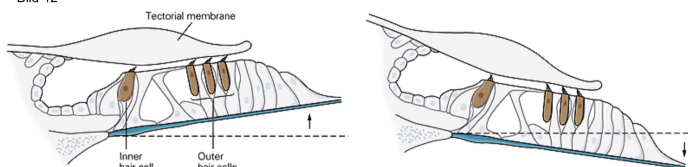
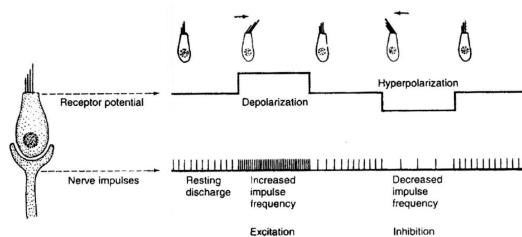


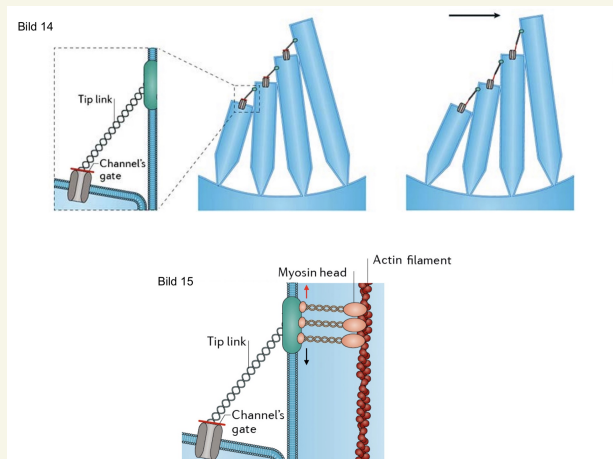
Bild 13



För de yttre hårcellerna vars längsta cilier sitter fast på tektorialmembranet är det den relativa rörelsen mellan tektorialmembranet och BM som böjer cilierna i sidled vilket ger en de- eller hyperpolarisering. För de inre hårcellerna däremot är det endolymfens tröghet som leder till böjningar av cilierna i och med vibrationerna.

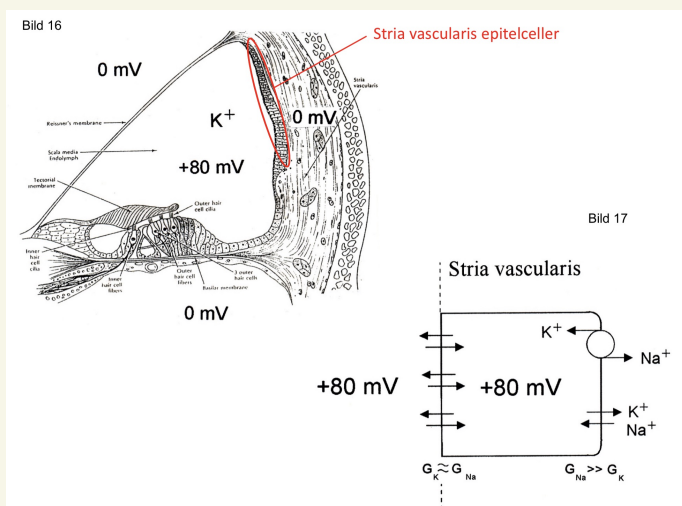
Hårceller avfyra inte AP egentligen utan de reglerar frisättningen av glutamat till den afferenta nervfibern vilket aktiverar dess AMPA kanaler. När cilierna böjs mot de längsta cilierna sker en depolarisering vilket ökar frisättningen av transmittorsubstans, och böjs de bort från cilierna sker en hyperpolarisering vilket minskar frisättningen istället.

När BM vibrerar kommer alltså hårcellerna att oscillera i takt med vibrationerna. Dock får man ändå en kontinuerlig depolarisation vid högfrekventa toner.



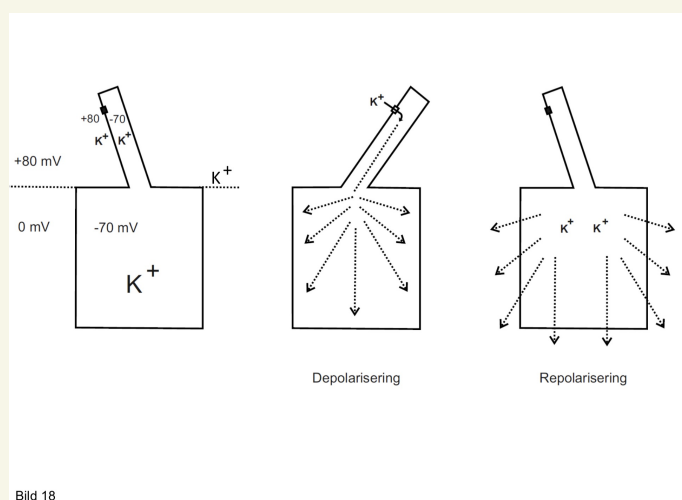
Det filament (tip-link) som förbinder cilierna i en hårceller binder till jonkanaler apikalt på cilierna. Sannolikheten att dessa öppnas ökar när cilierna böjs mot den längsta cilien och de minskar när de böjs mot den kortaste cilien. När den öppnas strömmar positivt laddade joner in vilket genererar en depolarisering av membranpotentialen. En väldigt liten böjning på 1 mikrometer genererar 90% av den maximala depolariseringen. Tröskeln ligger på någon tiondels nanometer.

För att detta ska fungera måste spänningen i tip links regleras noga. Detta regleras genom ett kontraktilt system (aktin + myosin) antas försöka höja fästpunkten (grönt i bilden) och därmed öka spänningen i tip-links. Men om denna spänns för hårt kommer den att passivt dras nedåt igen, och slutmålet är alltså att dessa 2 krafter ska vara i balans (optimal vilospänning).



Scala media är fyllt av endolymfa som liknar intracellulär vätska (hög K^+ men låg Na^+). Mellan SM och SV/ST finns en potentialskillnad på +80 mV (cochlea-potential) alltså är SM i förhållande till SV/ST positivt laddad.

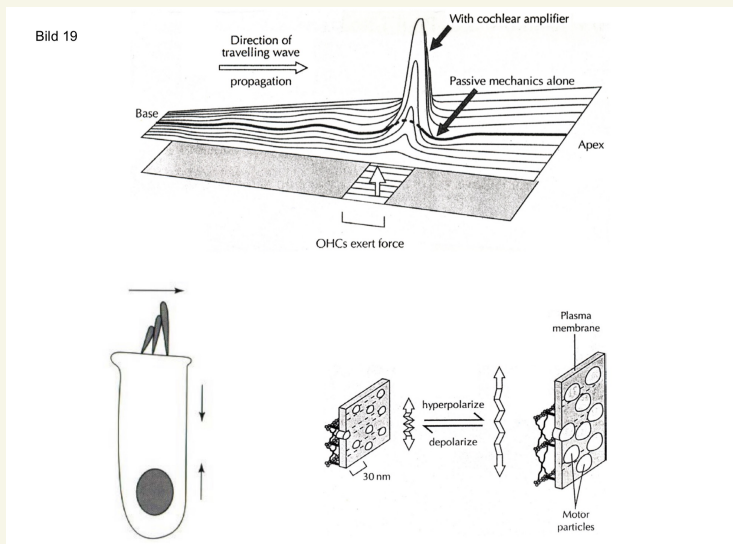
Epitelcellerna i stria vascularis ansvarar för endolymfens kemiska sammansättning samt potentialskillnaden. De har en Na-K+ ATP-as som pumpar in K^+ och ut Na^+ men dess vilopotential är +80 mV. Detta anses bero på att den basolaterala sidan av membranet har en mycket högre permeabilitet för Na^+ vilket gör att membranpotentialen är starkt förskjuten mot Na^+ jämviktspotential som i dessa celler är +140 mV. Den andra sidan av dessa epitelceller (mot SM lumen) är membranet ungefär lika genomsläppligt för båda jonslagen vilket gör att membranet endast kommer försöka ekvilibra jonkoncentrationerna i endolymfan och cytoplasman i stria vascularis.



Hårcellerna omges av två olika cellulära miljöer som skiljs åt genom TJ mellan cellerna. Den basolaterala sidan omges av extracellulär vätska -> vilomembranpotential på ca -70 mV eftersom membranet likt det hos en nervcell har hög permeabilitet för K^+ och låg för Na^+ .

Apikalt omges den av endolymfa (samma uppsättning som intracellulär vätska men annan potential). Detta gör att det endast finns en elektrisk potentialskillnad över membranet som driver joner (+80 mV - (-70 mV) = +150 mV).

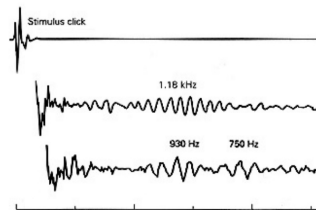
När jonkanalerna öppnas kommer därför positiva joner flöda in (främst K^+ eftersom det finns mer än Na^+) och en depolarisering uppstår. När jonkanalen sedan stängs repolariseras membranet genom att K^+ flödar ut genom läckkanaler i det basolaterala membranet. Att det fungerar på detta vis tillskillnad från nervceller som de och hyperpolariseras av 2 olika jonslag är för att hinna med den höga frekvensen med vilken dessa polariseringar bör ske, något som skulle vara svårt om koncentrationsgradienter ständigt behövde återupprättas.



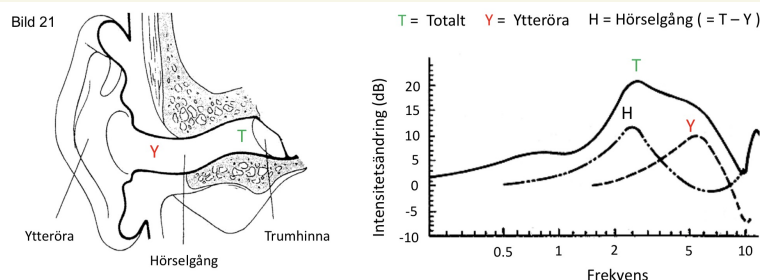
Man antar att basilmembranets vibrationer förstärks av någon form av mekanism i innerörat, där man tror att det är de yttre hårcellerna som ansvarar för denna mekanism. Detta genom att de ändrar sin längd som respons till depolariseringar, vilket utövar en kraft tillbaka på basilar- och tectorialmembranet som ökar svängningsrörelserna i dem.

Längdförändringarna antas möjliggöras av ett membranprotein som är kopplat till cellens cytoskellet och som vid depolarisering respektive hyperpolarisering svarar med en längdförändring. Cytoskelettet antas bestå av spektrin (eftergivligt, finns i erytrocyter) i längdriktning och aktin (trögare) i bredden, vilket gör att storleksändringar främst manifesteras i längdriktning. Membranproteiner har döpts till prestin.

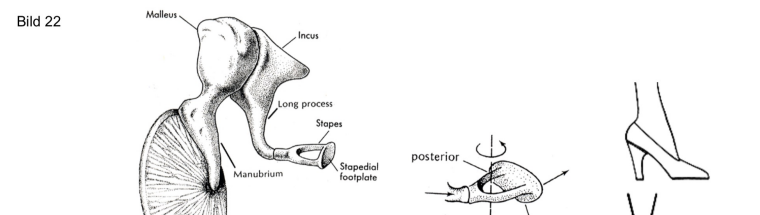
Man antar alltså att de yttre hårcellerna inte alls fungerar som receptorceller, utan som "förstärkare" och eventuellt även som nociceptorer (smärtreceptorer).



Ett bevis som tros förstärka teorin om att de yttre hårcellerna förstärker vibrationerna är att om man ställer en liten mikrofon precis utanför örat så kan man se att örat även emitterar ljud (otoacoustic emission) vilket anses vara på grund av att ljudförstärkningen leder till en tryckvåg som färdas baklänges ut genom hörselbenen och trumhinnan så att en ljudvåg uppkommer från örat.

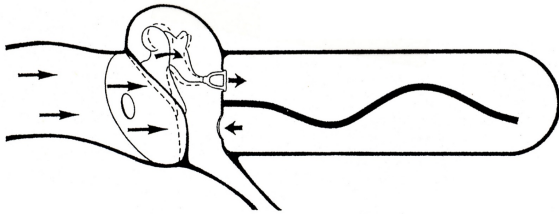


Ytterörat är inte bara där för att skydda mellan- och innerörat. Eftersom hörselgången ligger inbäddad i temporalbenet så sker reflektion och interferens av ljudvågorna, och passagen genom ytterörat ger än relativt sett högre amplitud (ca 20 dB) i frekvensområdet 2-5 kHz, och att aurikeln (resonansfrekvens 5 kHz) samt hörselgången (resonansfrekvens 2 kHz) tillsammans svarar för denna effekt. Dessa frekvensområden motsvarar ungefär konsonanternas frekvenser i talområdet.



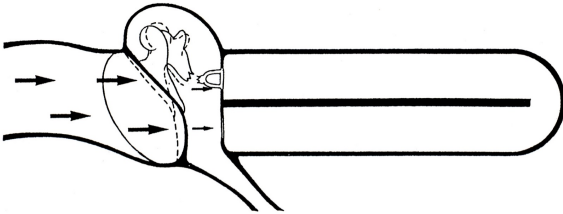
Mellanörat rymmer hörselbenen och kommunicerar med nasopharynx via tuba auditiva. Mellanörats funktion är att öka ljudtrycket så att perilymfen i innerörat kan sättas i rörelse. Denna förstärkning fås delvis genom en storleksskillnad mellan trumhinnans yta och stapes yta, men även av en hävstångseffekt som skapas genom att manubrium malleus (fästpunkten mellan trumhinnan och malleus) utskott är något längre än stapes. Sammantaget fås en tryckökning på ca 30 dB och >1 % av ljudet reflekteras tillbaka.

Bild 23



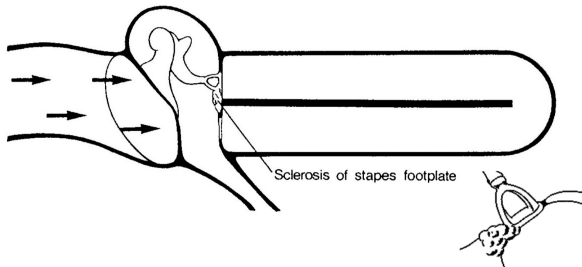
Hål i trumhinnan medför ingen större hörselskada, givet att hålet inte är för stort (i vilket fall man skulle kunna förlora ca 30 dB styrka). Detta då det är skillnaden i areor som möjliggör ljudtrycksökningen.

Bild 24



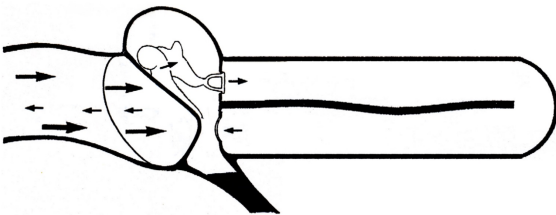
Skada på ett hörselben är betydligt värre då förstärkningsmekanismen försvinner samt att ljudvågorna träffar det ovala och det runda fönstret samtidigt vilket gör att de till stor del tar ut varandra (ca 60 dB förlust).

Bild 25



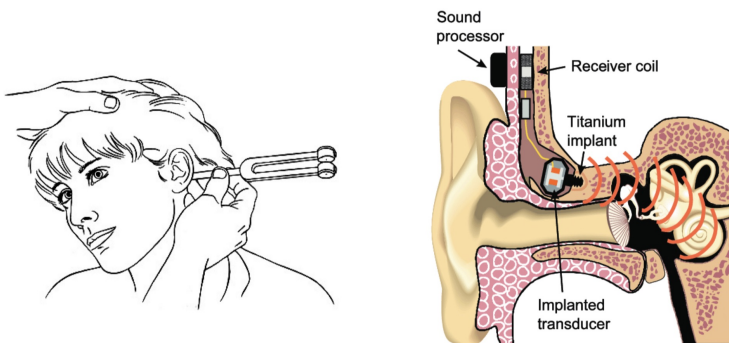
Liknande situation vid otoskleros (bentillväxt i hörselbenen) vilket minskar stapesplattans rörlighet och till sist fixerar det ovala fönstret.

Bild 26



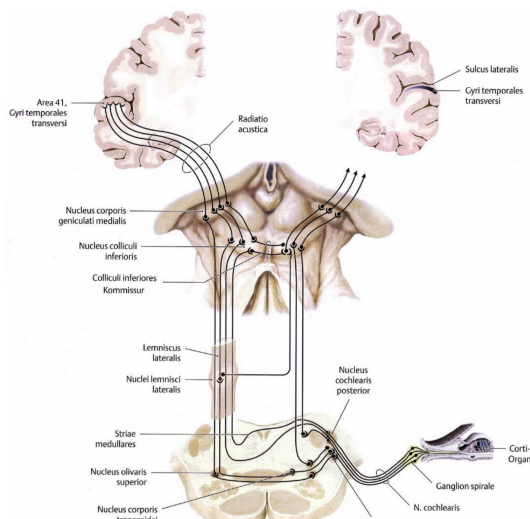
Om örontrumpeten täpps igen så kommer luften i mellanörat så småningom absorberas av slemhinnans epitel vilket genererar ett undertryck i örat -> försämrade rörlighet i trumhinnan vilket gör att mer ljud reflekteras tillbaka. Om den står sluten under längre tid kommer den dessutom att fyllas med vätska som utsöndras av epitelcellerna. Örontrumpeten öppnas kortvarigt vid sväljning för att tryckutjämna, men kan inte stå öppen konstant då det skulle leda till fortledning av egen röst upp i mellanörat (autofoni).

Bild 27



Man kan fortplanta ljud in i mellanörat genom s.k benledning, alltså att man genom en stämgaffel fortplantar en vibration i skallen som tolkas på samma sätt som en ljudvåg från luften. Detta gör att vi uppfattar våra egna röster annorlunda eftersom vi hör vår röst genom luftledning men också benledning. Detta används kliniskt genom benförankrade hörapparater som genom en vibrator skapar vibrationer i skallbenet som kan fortledas vidare till innerörat.

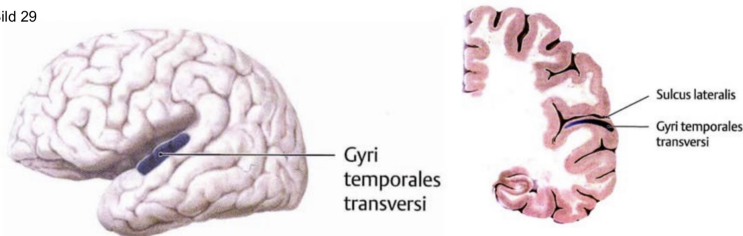
Bild 28



Hörselnerven terminerar i cochleariskärnorna i hjärnstammen. Därifrån går 2 fiberstråk, ett bakre från den posteriora kärnan och ett främre från den anteriora. Den främre kallas även corpus trapezoideum. Fiberstråken är början på uppåtgående banor till thalamus där hörselinformation omkopplas i corpus geniculatum mediale (mediala knäkroppen) som i sin tur projicerar till primära hörselbarken. I hörselbanan upp till thalamus finns några omkopplingskärnor som corpus olivaris superior eller colliculus inferior. Hörselbanorna ascenderar såväl ipsi- som kontralateralt och dessutom finns det commissurbanor mellan hemisfärerna (exempelvis mellan colliculus inferior). Detta gör att man inte blir helt döv på ett öra om hörselbarken på ena sidan helt skulle sluta fungera.

Commissurbanorna är till för att identifiera från vilken riktning ett ljud kommer ifrån.

Bild 29



De markerade områden visar primära hörselbarken, som ligger i temporalloben.

Bild 30

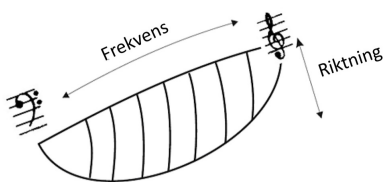
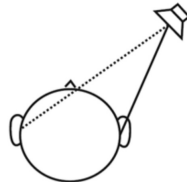


Bild 31



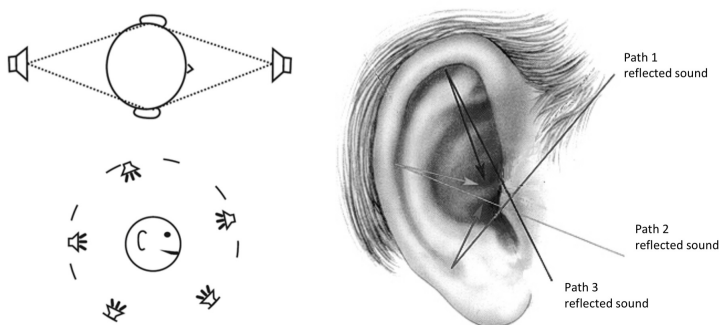
Hörselbarken uppvisar en så kallad tonotop organisation vilket innebär att celler med angränsade frekvenser ligger bredvid varandra i hjärnbarken. Alltså beroende på vilket håll man rör sig hörselbarken ändras den frekvens som nervcellerna är känsliga för.

Det som skiljer celler åt som sitter på samma band är ljudkällans riktning. Riktningen kodas genom att nervcellerna som är känsliga för de amplituder respektive tidsskillnader, som finns mellan ljudet i det högra och det vänstra örat. Detta beror på att avståndet ett ljud behöver färdas alltid kommer vara olika stort för båda öronen, förutom om det kommer från en plats precis mellan öronen.

Denna amplituds- och tidsskillnad finns även i reläkärnor som olivkärnan. Det är tack vare commissurbanorna som dessa skillnader kan beräknas.

En annan skillnad mellan celler i samma frekvensband är att de aktiveras av olika ljudstyrkor.

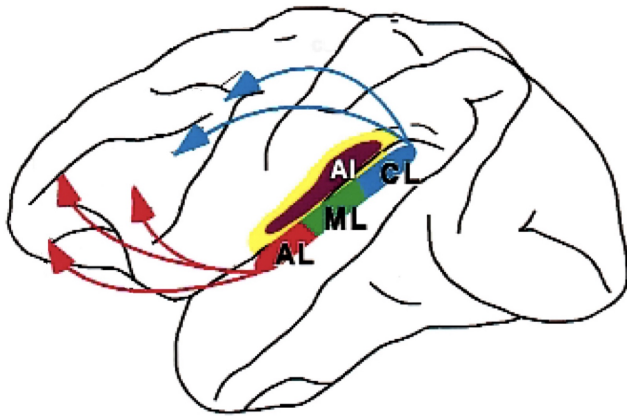
Bild 32



För att identifiera en ljudkällas riktning i höjdlid fungerar inte detta system, utan istället används ytterörat som tack vare sin form ger olika klan beroende på hur ljudet reflekteras på dess vindlingar.

Syftet med riktningshörsel är att kunna vara selektiv med sin hörsel, cocktailfenomenet.

Bild 33



På apa har man hittat 3 parallella områden till primära hörselbarken som samarbetar och utgör olika funktioner för att avgöra vart ifrån en ljudkälla kommer och vad det är som låter. Inte klarlagt hos människor.

Kontroll av transmissionen i hörselbanorna kan regleras genom t.ex. hämmande banor från hörselbarken tillbaka till knäkroppen och från knäkroppen tillbaka till colliculus inferior. Det finns som nämnts efferenta nervfibrer från ett område nära Nucleus olivaris till hårcellerna som hämmar dessa.

Bild 34

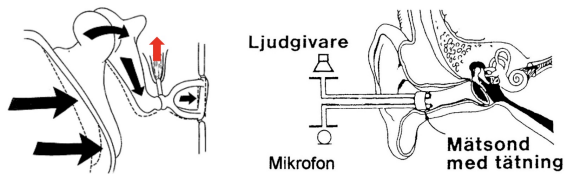
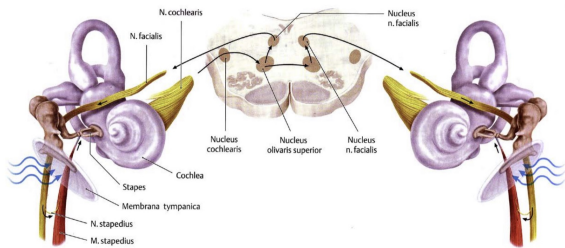


Bild 35



Den akustiska mellanöra reflexen innebär att m. Tensor tympani samt m. Stapedius som båda fäster till hörselbenen kontraherar vid starka ljud, vilket leder till en reducerad vibration av stapes. Denna reflex skyddar alltså hårcellerna från att skadas. Relativt långsam reflex (25-150 ms) vilket gör att den inte hinner aktiveras av snabba "impuls ljud". Denna reflex kan undersökas kliniskt.

De motorneuron som hör till m. Stapedius ligger i fascialiskärnan, och reflexbanor till dessa motorneuron går från hårcellerna, via den ventrala cochleariskärnan samt Nucleus olivaris sup. Neuronen i nucl. Olivaris sup har en kollateral som korsar medellinjen, alltså aktiveras denna reflex alltid bilateralt.